Myrmecologische Nachrichten	4	25-35	Wien, Jan. 2001

Multiple Hybridisierung von Arten der Ameisen-Gattung *Epimyrma* (Hymenoptera: Formicidae), und Beobachtungen zur Ausbeutung der Wirtsarten durch die Parasiten

Alfred Buschinger

Abstract

Multiple hybridization of ant species of the genus *Epimyrma* (Hymenoptera: Formicidae), and observations on host exploitation by the parasite species. - Various species of the parasitic ant genus *Epimyrma* were experimentally hybridized. Because in a number of species the sexuals mate inside the nest it is possible to replace the male pupae of one species by male pupae of another species. After the heterospecific sexuals had mated, young queens were placed singly into artificial nests, together with a few host workers from the mother colony and some host species larvae and worker pupae, for colony foundation. After hibernation, host worker pupae were added until the young colony comprised about 40-50 host workers. Young (hybrid) females and workers developed from the eggs of the cross-mated queens in this first year, or after a second hibernation. Hybrid females in the same way could be cross-mated with males of a third species, and so on. One of the experiments resulted in the production of female hybrids composed of two populations of *Epimyrma kraussei* (from Morocco and Crete), *E. birgitae* (from Teneriffa), *E. bernardi* (from Spain) and an undescribed *Epimyrma* species close to *E. stumperi* (from Greece). Other hybridizations were possible with *E. birgitae* x *E. bernardi*, and with *E. kraussei* x *E. algeriana*, always with production of numerous hybrid gynes and variable numbers of workers. However, hybrid females practically never had hybrid male offspring. Whereas it was possible to cross-mate females of *E. ravouxi* with *E. kraussei* and with *E. adlerzi*, only one hybrid female each was reared in the two experiments. Four crossmatings of *E.* (= *Myrmoxenus*) *gordiagini* with males of *E. kraussei* did not yield any progeny although two of the *E. gordiagini* females survived for four years, laying numerous eggs every year, and still having living sperm in their spermathecae. Both *E. ravouxi* and *E. gordiagini* are swarming species. Successful mating within their nests thus was initiated by the males of *E. adlerzi* and *E. kraussei*, respectively, both species being characterized by intranidal mating. It appears that the "degenerate slavemakers" with intranidal mating are very closely related among each other, so that their reproductive isolation is mainly due to host specificity, intranidal mating, and a very low male production, whereas a more or less strong genetic isolation exists between this group on the one hand, and *E. ravouxi* and *E. gordiagini* on the other hand, with species of both groups conducting mating flights. The results of the hybridization experiments thus confirm earlier conclusions on the relationships within the genus. *Epimyrma* queens slowly throttle their host queens to death during colony foundation, they often sting some host species workers, and they eliminate host male pupae in parasitized nests. These observations are discussed as an optimized strategy of host colony exploitation.

Key words: Myrmicinae, *Epimyrma*, *Myrmoxenus*, social parasitism, multiple hybridization, colony foundation, strategy of host colony exploitation, polytypic species.

Einleitung

Natürliche Hybride von Ameisenarten wurden bereits wiederholt beschrieben (SEIFERT 1999 und Zitate hierin). Auch einige experimentelle Arbeiten liegen vor (z.B. BUSCHINGER 1972, GÜSTEN & BUSCHINGER 1997, PLATEAUX 1976, 1981). Besonders zahlreiche Kreuzungsversuche wurden mit Arten der Gattung *Epimyrma* durchgeführt (BUSCHINGER et al. 1986, JESSEN & KLINKICHT 1990). Die Gattung umfasst zur Zeit 10 – 12 Arten (Tab. 1), von denen einige als aktive Sklavenhalter leben. Bei den übrigen Spezies ist die Anzahl eigener Arbeiterinnen reduziert, oder sie fehlen ganz. Anscheinend parallel zu diesem evolutiven Übergang von der Dulosis zu einem abgeleiteten permanenten Parasitismus wurde auch der Hochzeitsflug reduziert, so dass in den monogynen Völkern etwa von *E. adlerzi*, *E. corsica* und *E. kraussei* ausschließlich Geschwisterbegattung erfolgt (Tab. 1).

Ausgangspunkt der hier beschriebenen Experimente war die Frage nach der taxonomischen Stellung der ehemals

drei Arten *E. kraussei*, *E. foreli* und *E. vandeli*. Trotz zum Teil deutlicher Unterschiede besonders in der Färbung mussten sie unter *E. kraussei* synonymisiert werden (BUSCHINGER et al. 1986). Bereits im Rahmen dieser Arbeit wurden Tiere der verschiedenen Populationen („Arten") erfolgreich verkreuzt und das positive Ergebnis als Anzeichen für enge Verwandtschaft gewertet. Mit weiteren Spezies experimentierten JESSEN & KLINKICHT (1990). Sie verkreuzten paarweise fast alle nestkopulierenden Arten, die im Zuge unserer groß angelegten Untersuchung zur Biosystematik der Gattung *Epimyrma* beschafft werden konnten, jeweils in beiden Richtungen. Dies waren *E. adlerzi*, *E. algeriana*, *E. bernardi*, *E. corsica* und *E. kraussei*. Auch Rückkreuzungen von Hybridweibchen mit Männchen einer der jeweiligen Ausgangsarten waren in diesen Versuchen erfolgreich, und in einer Serie wurden Hybride aus *E. adlerzi* x *E. algeriana* mit Männchen von *E. kraussei* verpaart, woraus dreifach hybride Weibchen und Arbeiterinnen entstanden.

Tab. 1: Die Arten der Gattung *Epimyrma*. [1]Die einzige bisher im Freiland gefundene Kolonie enthielt zwei fertile Königinnen; [2]Völker mit 6-9 *Epimyrma*-Arbeiterinnen führten im Labor Raubzüge durch (BUSCHINGER & WINTER 1983); fraglich ob auch im Freiland; [3]Vermutungen: Bisher nur zwei Völker im Freiland gesammelt (A. Schulz), davon eines mit Königin, das andere weisellos; [4]Vermutlich jüngeres Synonym von *E. ravouxi*, dann Lebensweise wie bei dieser.

Arten	Arbeiterinnen	Sklavenraubzüge	Sexualverhalten	Mono-/Polygynie
E. adlerzi	keine	nein	Nestkopula	monogyn
E. algeriana	zahlreich (bis > 200)	ja	Nestkopula	fakultativ polygyn
E. bernardi	wenige (bis 24)	ja	Nestkopula	monogyn
E. birgitae	keine	nein	Nestkopula	fak. polygyn[1]
E. corsica	keine	nein	Nestkopula	monogyn
E. (= *Myrmoxenus*) *gordiagini*	zahlreich (bis ca. 40)	ja	Schwarmflug	monogyn
E. kraussei	je nach Population (0 bis > 30)	selten[2]	Nestkopula	monogyn
E. ravouxi	zahlreich (bis > 75)	ja	Schwarmflug	monogyn
E. stumperi	zahlreich	ja	Schwarmflug	monogyn
E. cf. *stumperi*	zahlreich	vermutlich	Schwarmflug[3]	monogyn[3]
E. tamarae (= *E. ravouxi* ?)	zahlreich[4]	vermutlich	Schwarmflug[4]	monogyn[4]

Die im Folgenden beschriebenen Versuche schließen sich an die Arbeit von JESSEN & KLINKICHT (1990) an, zum Teil wurde Tiermaterial aus dieser Arbeit direkt verwendet. Es wurde der Versuch gemacht, weitere Hybridweibchen aus zwei Arten mit Männchen einer dritten zu verpaaren und die entstehenden Dreifach-Hybriden wiederum mit Männchen einer vierten Art. Zusätzlich wurden weitere Arten (*E. birgitae*, *E.* sp. prope *stumperi*) in die Kreuzungsversuche mit einbezogen, und schließlich konnten auch Weibchen schwärmender Arten (*E. ravouxi*, *E. gordiagini*) mit Männchen nestkopulierender Arten zur Begattung gebracht werden. Weiterhin wird über Nebenbeobachtungen zum „Würgen" der Wirtsweibchen durch die *Epimyrma*-Königinnen, zum Stechen von Wirtsarbeiterinnen und zur Zerstörung von Männchenpuppen der Wirtsarten in parasitierten Völkern berichtet.

Zur Taxonomie: BOLTON (1994) hat *Myrmoxenus* RUZSKY, 1902 mit *Epimyrma* EMERY, 1915 synonymisiert, nachdem in mehreren Arbeiten die großen Übereinstimmungen zwischen Vertretern der beiden Gattungen aufgezeigt worden waren (Karyotyp, Raubzugsverhalten mit Gruppenrekrutierung, Koloniegründung mit „Würgen" der Wirtskönigin; BUSCHINGER et al. 1983, BUSCHINGER 1989a). Formal hätte dabei *Myrmoxenus* Priorität über *Epimyrma*. Neuere genetische Untersuchungen lassen *Myrmoxenus* und *Epimyrma* als Schwestergruppen erscheinen, womit beide Gattungen ihre Berechtigung zurückgewinnen könnten (Douwes, pers. Mitteilung). Sowohl *Epimyrma* als auch *Myrmoxenus* sind jedoch höchstwahrscheinlich aus der Untergattung *Myrafant* (aber sicher nicht aus der Untergattung *Leptothorax* sensu stricto) hervorgegangen. *Leptothorax* s.str. (mit den daraus abgeleiteten Gattungen *Doronomyrmex*, *Formicoxenus* und *Harpagoxenus*) und *Myrafant* sind demnach paraphyletisch, gleich ob man *Epimyrma* und *Myrmoxenus* synonymisiert oder nicht, Umbenennungen werden im Zuge einer dringend notwendigen Revision der Tribus Formicoxenini unumgänglich sein. Um weitere Verwirrungen zu vermeiden, wird hier der Name *Epimyrma* beibehalten, da er aus zahlreichen Veröffentlichungen weit bekannter ist als *Myrmoxenus*.

Material und Methoden

Vorbemerkung: Im Verlauf gezielter wissenschaftlicher Experimente bieten sich oft Varianten an, die zunächst mehr spielerisch erscheinen und nicht direkt oder absehbar einem bestimmten Zweck oder der Lösung einer vorgegebenen Fragestellung dienen. Die im Folgenden beschriebenen Kreuzungsversuche sind das Ergebnis derartiger „Spielerei". Für die lange Dauer von über 15 Jahren und für Experimente von derart ungewissem Ausgang hätte man niemals finanzielle Förderung bekommen können. So mussten diese Versuche mit wenig Aufwand, und das heißt vor allem in geringer Zahl, neben „ernsthaften", zum Teil von der Deutschen Forschungsgemeinschaft geförderten Projekten herlaufen. Das Ergebnis rechtfertigt jedoch alle Mühen. Dieser Beitrag soll ausdrücklich auch dazu stimulieren, gelegentlich dem Spieltrieb nachzugeben und scheinbar Unmögliches zu probieren!

Tiermaterial: Auf zahlreichen Exkursionen mit wechselnden Teilnehmern aus der Arbeitsgruppe des Verfassers wurden die jeweils für Diplomarbeiten oder Dissertationen benötigten Völker beschafft. Von den fast durchweg seltenen *Epimyrma*-Arten wurden auch solche Völker mitgesammelt, die zum jeweiligen Zeitpunkt nicht unbedingt für Experimente nötig waren. Für die hier beschriebenen Hybridisierungs-Experimente wurden folgende Arten und Völker verwendet:

Epimyrma adlerzi DOUWES, JESSEN & BUSCHINGER, 1988: Originalvölker 04.10.1985 Korinth / Griechenland, leg. Buschinger, Douwes, Heinze, Jessen, Winter. *E. adlerzi* ist monogyn und hat keine eigenen Arbeiterinnen. Die Wirtsart ist *Leptothorax exilis* EMERY, 1869. Versuchstiere: Männchen aus im Labor gegründeten Nachzucht-Völkern.

Epimyrma algeriana CAGNIANT, 1968: Eine im Norden von Algerien und Marokko verbreitete, Sklaven haltende Art mit fakultativer Polygynie und recht großen Zahlen von *Epimyrma*-Arbeiterinnen (BUSCHINGER et al. 1990). Versuchstiere: Männchen-Puppen aus einer im Labor gegründeten Kolonie. Muttervolk: 12. 04. 1986 Forêt de Yakouren bei Azazga, Algerien, leg. Buschinger, Heinze, Jessen, Winter.

Epimyrma bernardi ESPADALER, 1982: Bisher anscheinend nur von der Typuslokalität, Sierra de Gredos (Avila, Spanien) bekannte, monogyne Art, die als Wirtsart *Leptothorax gredosi* ESPADALER & COLLINGWOOD, 1982, nutzt. Manche Völker enthalten wenige *Epimyrma*-Arbeiterinnen. Im Labor konnten Sklavenraubzüge ausgelöst werden (BUSCHINGER 1995). Die Kopula erfolgt im Mutternest, in dem die begatteten Jungweibchen auch bis zur Koloniegründung im folgenden Frühjahr verbleiben. Am 20.09.1992 wurden 12 *Epimyrma*-Kolonien an der Typuslokalität gesammelt, zusammen mit einer Anzahl von Wirtsvölkern (leg. Buschinger & Douwes). Versuchstiere: Männchen-Puppen aus zwei im Labor bis 1997 gehaltenen Völkern.

Epimyrma birgitae SCHULZ, 1994: A. Schulz fand am 25.06.1990 ein Volk mit zwei Königinnen, ohne *Epimyrma*-Arbeiterinnen, und mit *Leptothorax nivarianus* SANTSCHI, 1925 als Wirtsart auf Teneriffa / Kanarische Inseln im Valle de la Orotava. Dieses Volk wurde mir lebend übergeben. In der Laborhaltung entstanden zahlreiche männliche und weibliche Geschlechtstiere (die Beschreibung erfolgte nach diesem Nachzucht-Material, dem auch die bei SCHULZ (1994) aufgelisteten Typen entstammen). *Epimyrma*-Arbeiterinnen wurden weder in dem Ausgangsvolk (drei Brutaufzuchten in drei Jahren) noch in einem der drei im Labor gegründeten Tochtervölker produziert. Weitere Wirtsart-Völker wurden vom Verfasser im März 1992 vom Original-Fundort beschafft. Die für Kreuzungsversuche verwendeten *E. birgitae*-Männchen- bzw. Weibchenpuppen wurden einem im Labor gegründeten Nachzucht-Volk entnommen.

Epimyrma (= *Myrmoxenus*) *gordiagini* (RUZSKY, 1902): Eine ursprünglich aus Kasachstan beschriebene Art, die auf der Balkanhalbinsel weiter verbreitet ist (BUSCHINGER & DOUWES 1993, BUSCHINGER 1997). *E. gordiagini* ist eine monogyne, Sklaven haltende Art mit einer Lebensweise, die der von *E. ravouxi* entspricht (BUSCHINGER et al. 1983). Als Wirtsart nutzt sie zumeist *Leptothorax lichtensteini* BONDROIT, 1918. Die für Kreuzungsexperimente verwendeten Weibchen entstammten Völkern die am 23. 08. 1987 bei Dva Grada (Istrien, Kroatien) gesammelt und bis August 1992 im Labor gehalten worden waren (leg. Buschinger).

Epimyrma kraussei EMERY, 1915: Die im Mittelmeerraum weit verbreitete, monogyne Art hat generell *Leptothorax* (*Temnothorax*) *recedens* (NYLANDER, 1856) als Wirtsart. Während Völker aus Frankreich, Spanien, Italien und dem früheren Jugoslawien fast immer einige wenige *Epimyrma*-Arbeiterinnen enthalten, die ehemals als *E. foreli* bezeichnete Population aus Süditalien oft sogar ziemlich viele (BUSCHINGER et al. 1986), wurde auf Kreta eine völlig arbeiterinlose Population entdeckt (BUSCHINGER 1989b). Laborvölkern aus dieser Population entstammen die für Kreuzungsversuche verwendeten Männchen.

Aus Marokko liegt keine Populationsanalyse vor, doch enthielt das für die Kreuzungsversuche verwendete Volk (15.05.1987 bei Azrou / Marokko, leg. Buschinger & Heinze) 31 *Epimyrma*-Arbeiterinnen. Es erzeugte auch in

Laborhaltung regelmäßig jährlich Arbeiterinnen neben Geschlechtstieren. Im Jahr 1992 wurde die alte Königin wahrscheinlich durch eine ihrer im Nest begatteten Töchter ersetzt. Weibchen aus diesem Volk wurden 1992 für die Hybridisierung mit Männchen von Kreta verwendet. Im Jahr 1995 war das Volk wiederum weisellos, enthielt aber Weibchenpuppen. Nach Zugabe von 6 *E. algeriana*-Männchenpuppen etablierte sich eine junge kreuzbegattete Königin, die bis April 1998 Weibchen und Arbeiterinnen produzierte (vergleiche Ergebnisse, Beispiel 3).

Epimyrma ravouxi (ANDRÉ, 1896): Monogyne, Sklaven haltende Art mit weiter Verbreitung in Mittel- und Südeuropa (BUSCHINGER & WINTER 1983; WINTER & BUSCHINGER 1983). Die Haupt-Wirtsart ist *Leptothorax unifasciatus* (LATREILLE, 1798). Versuchstiere: Weibchenpuppen aus einem Freilandvolk (leg. Buschinger, August 1989, Waldenhausen / Tauber, Baden-Württemberg).

Epimyrma sp. prope *stumperi*: Zwei Völker (leg. A. Schulz, Mai 1996, Parnassos, 2000-2100 m, Griechenland), mit einer Wirtsart, die trotz auffallend dunkler Färbung *Leptothorax tuberum* (FABRICIUS, 1775) sein dürfte (A. Schulz, pers. Mitteilung). Die *Epimyrma*-Art erinnert mit ihrer hammerschlägig erscheinenden Skulptur auf Kopf und Thorax am meisten an *E. stumperi* KUTTER, 1950, die in den Alpen ebenfalls mit *L. tuberum* in Hochlagen um 2000 m vorkommt. Ein weiselrichtiges Volk wurde bis Ende 1999 im Labor gehalten. Versuchstiere: Männchen-Puppen aus diesem Volk.

Nester, Futter: Laborvölker wurden nach der in BUSCHINGER (1974) beschriebenen Methode in 3-Kammer-Formikarien mit Gipsboden gehalten. Die aus zwei Objektträgern konstruierten Nestkämmerchen wurden mittlerweile insofern abgeändert, als der Papprahmen zwischen den Objektträgern durch einen Plexiglasrahmen von 2,5 mm Höhe ersetzt wurde. Gefüttert werden die Versuchsvölker dreimal pro Woche mit Honigwasser und zerschnittenen Insektenteilen (Schabe, Mehlkäferpuppe).

Wirtstiere: Insbesondere die „degenerierten Sklavenhalter" unter den *Epimyrma*-Arten sind im Freiland streng wirtsspezifisch. Für längere Laborhaltung müssen immer wieder Arbeiterinnenpuppen der Wirtsarten zugegeben werden. In den Anfängen der Untersuchungen wurde daher zu jeder *Epimyrma*-Art eine Anzahl von selbständigen Völkern ihrer jeweiligen Wirtsart gehalten. Dies ist sehr aufwendig, und Nachschub von Wirtsvölkern aus dem Freiland zu beschaffen, ist z.B. bei Arten aus Algerien oder Griechenland nicht ohne weiteres möglich. So wurde versucht, die Sozialparasiten auf andere Wirtsarten umzustellen (BUSCHINGER 1994). Als besonders geeignet erwies sich *Leptothorax unifasciatus*, die hauptsächliche natürliche Wirtsart von *E. ravouxi*, die auch in Süddeutschland jederzeit leicht zu beschaffen ist. Die Umstellung kompletter Völker auf diese nicht natürliche Wirtsart erfolgt in der Weise, dass die natürlichen Sklaven einer Kolonie entfernt werden. Gleichzeitig werden einige schlüpfreife sowie jüngere Arbeiterinnenpuppen von *L. unifasciatus* zugesetzt. Die Völker überstehen die 2-3 Tage, bis junge „Sklaven" geschlüpft sind und ihre Tätigkeit aufnehmen.

Koloniegründung: Die Gründung neuer Kolonien durch begattete junge *Epimyrma*-Königinnen auf natürlichem Wege würde es erforderlich machen, genügend kleine, geeignete Völkchen der jeweiligen Wirtsart bereit zu halten, wiederum ein sehr aufwendiges Vorgehen. Zudem hat sich in zahlreichen Versuchen gezeigt, dass nur ein von Art zu Art verschiedener, oft kleiner Bruchteil der *Epimyrma*-Königinnen die Wirtskönigin erfolgreich beseitigen kann. Als besser geeignet erwies sich der Weg der „passiven Koloniegründung" (BUSCHINGER 1974, JESSEN & KLINKICHT 1990): Ein begattetes *Epimyrma*-Weibchen wird mit 3-5 alten Sklaven aus seinem Mutternest und mit 10-20 Arbeiterinnenpuppen sowie einigen Larven aus anderen Nestern der Wirtsart angesetzt. Später werden jeweils in der Sommerphase einige Wirtsart-Arbeiterinnenpuppen zugegeben, so dass die Völker stets ca. 40-50 „Sklaven" umfassen.

Jahreszyklus: Anders als die Arten des Subgenus *Leptothorax* sensu stricto und seiner Parasitengenera *Harpagoxenus* und *Doronomyrmex*, die in verkürzten Jahreszyklen von insgesamt knapp 4 Monaten Dauer gehalten werden können (BUSCHINGER 1973) benötigen *Myrafant*- und *Epimyrma*-Arten eine lange Überwinterung von 5-6 Monaten, in unseren Versuchen bei konstant 8-10°C. Die Frühjahrs- und die Herbstphase werden mit 10°C nachts und 20°C tags, je 12 Stunden, für 2-3 Wochen simuliert, die Sommerphase mit 10 Std. 15°C und 14 Std. 25°C über 8-10 Wochen. Die jeweilige Brutentwicklung entscheidet, wann ein Volk z.B. nach Begattung und Entflügelung aller Weibchen im Nest, und wenn keine Vorpuppen und Arbeiterinnenpuppen mehr vorhanden sind, in die Herbstbedingungen umgesetzt wird. Insgesamt wird bei diesem Programm der Jahreszyklus auf etwa 9-10 Monate verkürzt. Die Winterphase kann unbeschadet auf 8-9 Monate verlängert werden. Die genannten Temperaturen sind nicht notwendigerweise die optimalen, doch gelingt es damit, von allen hier vorgestellten Arten regelmäßig Geschlechtstiere zu ziehen. *Leptothorax unifasciatus* und *Epimyrma ravouxi* können entsprechend ihren Vorkommen im kühleren Süddeutschland auch bei 0/10°C (12/12 Stunden) überwintert werden.

Versuchsplanung: Ein „Kreuzungsplan" existierte nicht. Je nachdem, welche Hybride und welche Freiland-Völker gerade zur Hand waren, die Geschlechtstierbrut produzierten, wurden neue Arten eingekreuzt bzw. miteinander verkreuzt. In Einzelfällen war es lediglich erforderlich, die Völker einer Art so lange in Überwinterung zu lassen, bis sie mit einer anderen synchron zur Aufzucht gebracht werden konnten.

Protokollierung: Die Völker werden während der Frühjahrs- bis Herbstphase möglichst wöchentlich kontrolliert, das Auftreten von Geschlechtstier- und Arbeiterinnenpuppen wird qualitativ registriert (Zählung ist aus Zeitgründen nur gelegentlich möglich). Während der Fütterungen (dreimal pro Woche) werden verstorbene Tiere in ein Alkohol-Röhrchen gegeben; allerdings werden dabei nicht alle Leichen erfasst, da solche oft von den Ameisen so zerlegt werden, dass die Reste nicht mehr identifizierbar sind. Nach Abschluss von Versuchen werden alle überlebenden Tiere in denselben Sammeltuben konserviert, so dass am Ende eine Mindestanzahl produzierter Tiere ermittelt werden kann.

Ergebnisse

Fünf Beispiele für Hybridisierung mit unterschiedlichem Erfolg seien hier detailliert beschrieben. Neben den Ergebnissen der langjährigen Kreuzungsexperimente fielen naturgemäß auch zahlreiche weitere Beobachtungen an. Die wichtigsten dieser Nebenergebnisse sollen hier ebenfalls mitgeteilt und in der Diskussion besprochen werden. Sie lassen zum Teil gezielte Untersuchungen wünschenswert erscheinen.

Beispiel 1: *E. kraussei* (Marokko) x *E. kraussei* (Kreta) x *E. birgitae* (Teneriffa) x *E. bernardi* (Spanien) x *E.* prope *stumperi* (Griechenland)

Versuch 1.1 (Ep Mar Kg 1-3): Mitte Juni 1992 wurden 4 Weibchenpuppen aus einem *E. kraussei*- Volk von Marokko und eine Männchenpuppe aus einem Volk von Kreta in eine Gruppe von Wirtsarbeiterinnen gebracht. Bis Mitte Juli waren alle Puppen geschlüpft und die Weibchen entflügelt. Ein Weibchen erwies sich bei Präparation als begattet, die übrigen drei wurden mit Arbeiterinnenpuppen (zunächst von zufällig vorhandenen *L. nivarianus*-Völkern, später durch *L. unifasciatus* ersetzt) zur Koloniegründung angesetzt. Die drei Völkchen mit kreuzbegatteten Königinnen (Weibchen Marokko x Männchen Kreta) wurden über sechs Jahre gehalten. Sie erzeugten stets einige (Hybrid-) Arbeiterinnen und Weibchen. Die Zahlen konnten nicht komplett erfasst werden, doch war die Weibchen-Produktion recht hoch, so in der 2. Aufzuchtperiode rund 100 pro Volk. *Epimyrma*-Männchen entstanden in keinem Fall. Ein Volk erzeugte in den sechs Jahren insgesamt mindestens 43 Arbeiterinnen. *E. kraussei* Marokko x *E. kraussei* Kreta.

Versuch 1.2 (Ep Mar Kg 2/2, 3/1 und 3/4): Im Juni 1995 wurden zu den Völkern Ep Mar Kg 2 und Kg 3 (aus 1.1., mit jungen Hybridweibchen) je drei Männchenpuppen aus einem Volk von *Epimyrma birgitae* gegeben. Aus beiden Völkern konnten je vier begattete Weibchen zur passiven Koloniegründung angesetzt werden. Nach einer Überwinterung überlebten 3 Völker (Ep Mar Kg 2/2, 3/1 und 3/4). In der ersten Brutaufzucht (1996) entstand kein *Epimyrma*-Nachwuchs. In der 2. bis 5. Aufzucht (bis Nov. 1999) wurden regelmäßig in allen drei Völkern pro Jahr ca. 80-100 *Epimyrma*-Weibchen und 20-30 Arbeiterinnen produziert. Auffallend war auch hier, dass praktisch keine Männchen entstanden; lediglich in Kg 2/2 wurde in der letzten (5.) Aufzuchtperiode ein *Epimyrma*-Männchen registriert. Hybride (*E. kraussei* Marokko x *E. kraussei* Kreta) x *E. birgitae*.

Versuch 1.3 (Ep Mar Kg 3/1/2 und 3/1/4): Im Februar 1997 wurden zu Ep Mar Kg 3/1 (aus 1.2., mit jungen Hybridweibchen) zwei Männchenpuppen von *E. bernardi* gegeben. Im April 1997 wurden fünf entflügelte (von *bernardi*-Männchen begattete) Hybridweibchen zur Koloniegründung angesetzt. Davon überlebten zwei (Kg 3/1/2 und 3/1/4). Bis Februar 2000 entstanden in der ersten Brutaufzucht nur eine Arbeiterin, in der 2. und besonders in der 3. Aufzucht wurden in beiden Völkern Arbeiterinnen und zahlreiche Weibchen (in 3/1/2 mindestens 90, in 3/1/4 mindestens 96) produziert. Hybride (*E. kraussei* Marokko x *E. kraussei* Kreta x *E. birgitae*) x *E. bernardi*.

Versuch 1.4 (Ep 3/1/2/1 und 4/3/99): Im März 1999 wurden zu je 10 jungen Hybridweibchen aus Ep Mar Kg 3/1/2 und 3/1/4 in separaten Kleinvölkchen je 5 Männchenpuppen aus einem Volk von *E.* prope *stumperi* gegeben. Nach Schlupf der Männchen und Entflügelung der Weibchen ergaben Kontrollpräparationen, dass die meisten der Weibchen wohl begattet waren. Eine Koloniegründung (Ep 3/1/2/1) wurde erst nach einer Überwinterung der begatteten Weibchen im Oktober 1999 angesetzt. In der ersten Aufzucht (Nov. 99 bis Feb. 2000) entstand noch kein *Epimyrma*-Nachwuchs, im zweiten „Sommer" (ab August 2000) wurden mindestens 9 Weibchen und 11 Arbeiterinnen produziert.
Von weiteren drei direkt nach der Verpaarung im April 99 angesetzten Koloniegründungen überlebte eine (Ep Kg 4/3/99). Aus den bis zur ersten Überwinterung (Juni-Nov. 99) abgelegten *Epimyrma*-Eiern entwickelten sich Larven, woraus in der ersten Aufzucht (Dez. 99 bis März 2000) 10 *Epimyrma*-Arbeiterinnen entstanden. In der folgenden Aufzucht (ab August 2000) wurden 27 Weib-

chen und 13 Arbeiterinnen aufgezogen. Diese Weibchen und Arbeiterinnen sind somit multiple Hybride aus zwei *E. kraussei*-Populationen (Marokko, Kreta) x *E. birgitae* x *E. bernardi* x *E.* prope *stumperi*.

Nebenergebnisse aus Versuchen 1.1–1.3: In Versuch 1.1 wurde einmal beobachtet, wie ein begattetes Weibchen von *E. kraussei* während der (passiven) Koloniegründung eine Arbeiterin von *Leptothorax nivarianus* würgte. In allen drei Völkern (Ep Mar Kg 1-3) entstanden wiederholt Männchenpuppen als Nachkommen der *L. unifasciatus*- „Sklaven". Insgesamt siebenmal wurde protokolliert, dass solche Männchenpuppen im noch weißen Zustand im Nest zerbissen worden waren. In allen Fällen geschah dies nach dem Tod der ursprünglichen *Epimyrma*-Königin durch *Epimyrma*-Arbeiterinnen. In einem Fall waren von ca.50 Puppen 30 zerstört worden. In Versuch 1.2 wurde eine Königin (Hybrid *E. kraussei* Marokko x *E. kraussei* Kreta, begattet von *E. birgitae*-Männchen) beobachtet, wie sie eine *Leptothorax unifasciatus*-Männchenpuppe zerbiss.
Auch in Versuch 1.3 (Hybride Weibchen aus *E. kraussei* und *E. birgitae*, begattet von *E. bernardi*-Männchen) wurde viermal eine Königin beim Zerbeißen einer *L. unifasciatus*-Männchenpuppe beobachtet, einmal hatten Hybrid-Arbeiterinnen eine Anzahl *L. unifasciatus*-Männchenpuppen zerstört. Besonders bemerkenswert ist, dass die zwei Königinnen in den Völkern Ep Mar Kg 3/1/2 und 3/1/4 zwar die in den Völkern entstandenen *L. unifasciatus*-Männchenpuppen zerbissen, nicht aber die zugesetzten Puppen von *E.* prope *stumperi*.

Beispiel 2: *Epimyrma birgitae* (Teneriffa) x *E. bernardi* (Zentral-Spanien)

Versuch 2.1 (Ep T Kg 4 und 6): Aus einer im Labor gegründeten Kolonie von *Epimyrma birgitae* wurden im Mai 1993 fünf Jungweibchen zusammen mit 3 Männchenpuppen aus einem Freilandvolk von *E. bernardi* und einigen Wirtsarbeiterinnen aus dem *E. birgitae*-Volk angesetzt. Nach einer Überwinterung befanden sich noch 3 entflügelte und wohl kreuzbegattete *E. birgitae*-Weibchen in dem Nest. Dieses wurde aufgeteilt in Ep T Kg 4 (mit 1 Weibchen) und Ep T Kg 6 (mit 2 Weibchen). Die Völker wurden in diesem Fall mit *Leptothorax nivarianus* gehalten, der natürlichen Wirtsart von *E. birgitae*. In der ersten Aufzucht entstanden keine *Epimyrma*, in der 2.-6. Aufzucht (1995 – 1998) wurden wenige *Epimyrma*-Arbeiterinnen (2 - 3 pro Volk und Jahr), einige Männchen (1 - 6 pro Volk und Jahr) sowie sehr viele Weibchen (in Kg 6 in der 3. Aufzucht z.B. 137 Weibchen, in der 4. Aufzucht 130; in Kg 4 in der 4. Aufzucht 113) erzeugt. In Kg 6 wurden bis in die 3. Aufzucht zwei Königinnen protokolliert, hernach nur noch eine.

Nebenergebnisse aus Versuch 2.1: Von *E. bernardi*-Männchen begattete *E. birgitae*-Weibchen wurden zweimal beim Zerbeißen von Männchenpuppen ihrer (natürlichen) Wirtsart *L. nivarianus* beobachtet. Eine der Königinnen stach während der Koloniegründung einige Arbeiterinnen. In beiden Völkern wurden neben Hybrid-Weibchen auch *E. birgitae*-Männchen produziert. Nach Kopulationen im Nest wurde in der 2. und 4. Aufzuchtperiode registriert, dass jeweils zahlreiche *L. nivarianus*-Arbeiterinnen gestochen worden waren, vermutlich durch die begatteten Jungweibchen. In Ep T Kg 6 wurde in der 4. Aufzucht gleichzeitig beobachtet, wie ein Weibchen ein zweites kurzfristig würgte. Beide waren wahrscheinlich Jungweibchen.

Beispiel 3: *Epimyrma kraussei* (Marokko) x *E. algeriana* (Algerien)

Versuch 3.1: Das in Versuch 1.1 verwendete Freilandvolk von *E. kraussei* aus Marokko hatte im April 1995 seine Königin verloren, erzeugte jedoch viele Weibchen-Puppen. Im Juni 1995 wurden 6 Männchenpuppen von *Epimyrma algeriana* aus einer im Labor gegründeten Kolonie zugegeben. Anfang Juli wurden ca. 50 entflügelte, kreuzbegattete *E. kraussei*-Weibchen entfernt, weitere 5 wurden im Nest belassen. Nach einer Überwinterung überlebte nur eines der Weibchen. In der folgenden Aufzuchtperiode (1996) entstanden zwei *Epimyrma*-Weibchen und eine Arbeiterin, möglicherweise noch aus Brut der ursprünglichen *E. kraussei*-Königin. In zwei weiteren Aufzuchtjahren (1997 und 1998) wurde die Produktion von hybriden *Epimyrma*-Arbeiterinnen und -Weibchen protokolliert, doch wurden keine exakten Zahlen erfasst. Dieser Versuch ergänzt einen bereits bei JESSEN & KLINKICHT (1990) beschriebenen, in dem allerdings keine Arbeiterinnen entstanden.

Nebenergebnisse aus Versuch 3.1: Eine von einem *E. algeriana*-Männchen begattete *E. kraussei*-Jungkönigin wurde beim Zerbeißen von *L. unifasciatus*-Männchenpuppen beobachtet (die natürliche Wirtsart von *E. kraussei* ist *L. recedens*).

Beispiel 4: *Epimyrma ravouxi* x *E. adlerzi* und *E. ravouxi* x *E. kraussei*

Versuch 4.1 *E. ravouxi* x *E. adlerzi*: Am 06. August 1989 wurden 10 *E. ravouxi*-Weibchenpuppen mit 5 Männchenpuppen von *E. adlerzi* in einem Nest mit Arbeiterinnen von *Leptothorax unifasciatus* angesetzt. Bald nach dem Schlüpfen der Tiere (19.08.) konnten Aufreitversuche im Nest beobachtet werden, doch erst am 03.10., also 7 Wochen nach dem Schlupf, wurde ein entflügeltes Weibchen protokolliert, die übrigen neun blieben geflügelt, irrten außerhalb des Nestes umher und wurden

schließlich entfernt. Zwei der Tiere erwiesen sich bei Präparation als unbegattet. Im Nest mit dem einen vermutlich kreuzbegatteten Weibchen wurden Eier protokolliert, die aber zum größten Teil wohl von den Wirtsarbeiterinnen stammten. Nach einer Überwinterung war das *Epimyrma*-Weibchen verstorben. In der folgenden Brutaufzucht entstand eine *Epimyrma*-Weibchenpuppe, die sich außergewöhnlich langsam verfärbte, dann jedoch als schwach pigmentiertes Jungtier schlüpfte. Ein morphologischer Vergleich ergab, dass das Tier der Ausgangsart *E. ravouxi* recht ähnlich sah. Allerdings sind diese und *E. adlerzi* morphologisch generell sehr ähnlich. Das Hybrid-Weibchen unternahm Schwarmversuche außerhalb des Nestes, verhielt sich also auch darin wie *E. ravouxi*.

Versuch 4.2 *E. ravouxi* x *E. kraussei*: Ebenfalls am 06. August 1989 wurden 10 *E. ravouxi*-Weibchenpuppen mit 3 Männchenpuppen von *E. kraussei* (aus der Population Kreta) mit *L. unifasciatus*-Arbeiterinnen angesetzt. Am 29.08. wurden in dem Nest zwei Aufreitversuche und eine Kopula beobachtet. Bis 03.10. blieben alle Weibchen dennoch geflügelt (von 3 am 02.11. präparierten geflügelten Weibchen waren 2 unbegattet, das dritte hatte die Spermathek prall mit lebenden Spermien gefüllt), auch zwei der Männchen überlebten noch, aber es war eine *Epimyrma*-Weibchenpuppe entstanden, die am 02.11. geschlüpft war. Das Tier ist morphologisch deutlich als Hybride der beiden Ausgangsarten erkennbar. Bemerkenswert ist seine direkte Entwicklung ohne Larval-Überwinterung (Bei *E. ravouxi* entstehen Jungweibchen ausschließlich aus überwinterten Larven, bei *E. kraussei* beginnt die Eiablage der im Herbst begatteten Weibchen nach der Überwinterung und Koloniegründung; Jungweibchen entstehen in demselben Jahr aus „rapid brood"). Nach Überwinterung der Kolonie waren ein entflügeltes *E. ravouxi*-Weibchen und das Hybridweibchen im Nest. Das letztere verstarb kurz darauf. In der folgenden Aufzuchtperiode entstand kein *Epimyrma*-Nachwuchs, doch nach einer weiteren Überwinterung entwickelten sich zahlreiche *Epimyrma*-Männchen. Das Weibchen wurde präpariert. Seine Spermathek enthielt eine trübe Füllung ohne lebende Spermien.

Die Verpaarung von Weibchen der eigentlich schwärmenden *E. ravouxi* mit Männchen der im Nest kopulierenden *E. adlerzi* und *E. kraussei* war somit möglich. Hybrider Nachwuchs entstand jedoch nur in sehr geringem Umfang.

Nebenergebnisse aus Versuch 4.2: Ein von *E. kraussei* begattetes *E. ravouxi*-Weibchen würgte während der passiven Koloniegründung eine *L. unifasciatus*-Arbeiterin und hatte mehrere gestochen. In der folgenden Aufzuchtperiode wurde dieses Weibchen insgesamt viermal beim Zerbeißen inzwischen entstandener Männchenpuppen von *L. unifasciatus* beobachtet.

Beispiel 5: *Epimyrma gordiagini* x *E. kraussei*

Versuch 5.1: Die Möglichkeit einer Verkreuzung einer *Epimyrma*-Art mit der seinerzeit noch als eigene Gattung *Myrmoxenus* geführten *E. gordiagini* erschien besonders reizvoll. Im April 1990 wurden vier Versuchsvölkchen mit je drei Weibchenpuppen von *E. gordiagini* und fünf Männchenpuppen von *E. kraussei* aus Kreta angesetzt. Nach Schlupf der jungen Geschlechtstiere bis 30.05. wurden am 06.06. erste Aufreitversuche sowie ein bereits entflügeltes Weibchen registriert. Bis 20.06. waren insgesamt drei Weibchen entflügelt und wurden zur Koloniegründung angesetzt. Eines der Weibchen verstarb nach der ersten Überwinterung, die restlichen zwei überlebten insgesamt vier Aufzuchtzyklen. In jeder der „Sommerphasen" waren die Weibchen physogastrisch und legten zahllose Eier. Diese entwickelten sich anscheinend nicht, jedenfalls wurden weder Hybridweibchen oder –arbeiterinnen noch *E. gordiagini*-Männchen aufgezogen. Beide Weibchen wurden präpariert. Ihre Spermatheken enthielten reichlich lebende Spermien, die Corpora lutea in den verlängerten Ovariolen bewiesen, dass Eier abgelegt worden waren. Eine Hybridisierung von *E. gordiagini* mit *E. kraussei* ist trotz erfolgreicher Kreuzbegattung offenbar nicht möglich.

Nebenergebnisse aus Versuch 5.1: Ein von *E. kraussei* begattetes *E. gordiagini*-Weibchen wurde zweimal beobachtet, wie es eine *L. unifasciatus*-Arbeiterin würgte. In den beiden über 4 Jahre gehaltenen Versuchsvölkern wurden auffällig viele Männchen aus Eiern der Wirtsart *Leptothorax unifasciatus* produziert. Die *E. gordiagini*-Königinnen haben die Männchenpuppen nicht zerstört.

Diskussion

Morphologie der Hybridweibchen

Von einer detaillierten morphologischen Untersuchung der diversen Hybridweibchen und –arbeiterinnen wurde hier abgesehen. JESSEN & KLINKICHT (1990) haben in umfangreichen Tabellen dargelegt, dass einfach hybride Weibchen tatsächlich eine Mischung von Merkmalen der Elternarten aufweisen. Dies wurde auch mittels Enzymelektrophorese gezeigt. Gelegentlich traten in der Nachkommenschaft eines kreuzbegatteten Weibchens zweierlei Hybride auf, z. B. bei einer Kreuzung von *E. adlerzi* x *E. kraussei*. Ein Teil der Nachkommen entsprach in der Färbung der dunkel braunen *E. adlerzi*, andere Individuen hatten die gelbbraune Farbe von *E. kraussei*. Entsprechendes war in den oben beschriebenen Versuchen zu beobachten. Die multipel hybriden Tiere aus Versuch 1.4

sind untereinander gleichartig und wenig auffällig, sie sehen den Arbeiterinnen bzw. Weibchen von *E. algeriana* recht ähnlich.

Kreuzungsversuche

Die Gattung *Epimyrma* scheint sich durch eine recht ungewöhnliche Evolution auszuzeichnen. Die Sklaven haltenden und schwärmenden Arten *E. ravouxi*, *E. stumperi* und *E. gordiagini* verhalten sich dabei noch relativ „normal", wobei *E. gordiagini* vielleicht die ursprünglichste Art der Gruppe darstellt. Nur bei ihr haben die weiblichen Kasten 12-gliedrige Fühler, so wie ihre Wirtsarten, während die Zahl der Fühlerglieder bei allen anderen Arten auf 11, bei *E. corsica* teilweise auf 10 reduziert ist.

In einer zweiten Gruppe von Arten, die eigene Arbeiterinnen haben und Sklavenraubzüge durchführen, *E. algeriana* und *E. bernardi*, findet sich der Übergang zur Kopula im Mutternest, was zumindest bei monogynen Arten auch permanente Inzucht bedeutet. Die dritte Gruppe (*E. adlerzi*, *E. birgitae*, *E. corsica* und *E. kraussei*) betreibt ebenfalls intranidale Kopula und hat zudem die Anzahl der eigenen Arbeiterinnen, und damit die Möglichkeit zum Sklavenraub, stark reduziert (*E. kraussei*) oder ist ganz arbeiterinnenlos. BUSCHINGER (1989a) vertritt die Hypothese, dass die heute nestkopulierenden Arten ursprünglich einer einzigen, weit verbreiteten, polytypischen Art zugehörten, deren partiell isolierte Rassen sich an die lokal jeweils geeignetsten (häufigsten?) Wirtsarten angepasst hatten. Sklavenraub aus benachbarten Wirtsvölkern einerseits, und die Infektion solcher Völker durch begattete Jungköniginnen zur Koloniegründung andererseits sind konkurrierende Aktivitäten, besonders, wenn die Jungweibchen keine weiten Ausbreitungsflüge unternehmen. Anscheinend hat sich bei dieser „Superspezies" ein neuartiger Mechanismus der Geschlechtsbestimmung ausbreiten können, der die bekannte Folge von Inzucht bei Hymenopteren, die Entstehung diploider, meist steriler Männchen, vermeidet (COOK & CROZIER 1995). Damit konnten Völker, die per Inzucht entstandene und begattete Weibchen „zu Fuß" in die umgebende Wirtspopulation entließen, effektiver werden als solche, die in die Produktion von *Epimyrma*-Arbeiterinnen investieren und jeweils eine ganze Reihe von benachbarten Wirtsvölkern für Sklavennachschub benötigen. Die obligatorische Inzucht andererseits und die Ausbreitung der Jungköniginnen „zu Fuß" aber bedeutet, dass die Ausbreitungskapazität der Population drastisch reduziert ist. Die Populationen bestehen jeweils aus einer oder einer Anzahl von klonartigen Abstammungslinien, und sie sind praktisch auf das begrenzte Areal einer genügend dichten Wirtspopulation beschränkt.

In jedem Fall besagte diese Hypothese, dass die heute intranidal kopulierenden Arten untereinander sehr eng verwandt sein müssen, während zu den schwärmenden Arten eine größere genetische Distanz bestehen sollte. Diese Vorstellung wurde bereits durch die Kreuzungsversuche von JESSEN & KLINKICHT (1990) untermauert. Die oben dargelegten neuen Experimente bestätigen und erweitern das Belegmaterial für die enge Verwandtschaft in dieser Gruppe. Zudem wird im Vergleich mit den Ergebnissen der Kreuzungsversuche innerhalb der nestkopulierenden Arten sehr deutlich, dass die Auszucht betreibenden, schwärmenden Arten *E. ravouxi* und *E. gordiagini* offenbar von der Gruppe inzüchtender Arten genetisch (fast) völlig isoliert sind. Die inzüchtenden Arten dagegen sind nur durch räumliche Isolation, das Fehlen eines Hochzeitsfluges, geringe Männchenproduktion sowie durch das Wirtswahlverhalten ihrer Königinnen reproduktiv gegeneinander abgegrenzt. Nur gelegentlich kommen zwei Arten in relativ enger Nachbarschaft vor, so *E. corsica* und *E. kraussei* syntop auf Krk und sympatrisch auf Korsika, sowie *E. algeriana* und *E. kraussei* sympatrisch in Algerien und in Marokko (BUSCHINGER 1989a).

Die Kreuzungsversuche belegen weiterhin, wie bereits früher vermutet (JESSEN & KLINKICHT 1990), dass die Produktion von Arbeiterinnen oder deren Fehlen offenbar genetische Grundlagen hat und nicht etwa auf Einflüsse der Wirtsart oder des Klimas zurückzuführen ist. So produzierten (Versuch 2.1) Weibchen der arbeiterinlosen Art *E. birgitae* nach Verpaarung mit *E. bernardi*-Männchen (*E. bernardi* hat eigene Arbeiterinnen) durchaus einige Arbeiterinnen.

Ein auffallendes und bisher schwer erklärbares Ergebnis der oben beschriebenen Versuche ist die geringe Produktion von *Epimyrma*-Männchen durch hybride, und sogar bereits durch kreuzbegattete Weibchen (Ausnahme: Versuch 2.1, *E. birgitae* x *E. bernardi*). Zumindest in der F_1-Generation von verkreuzten Arten sollten Männchen der mütterlichen Ausgangsart im üblichen Umfang entstehen, was in den Versuchen von JESSEN & KLINKICHT (1990) auch weitgehend der Fall war. Hybrid-Männchen sind erst als Söhne von Hybridweibchen zu erwarten. Eine geringere Vitalität der Larven oder Störungen in der Embryonalentwicklung wären hier denkbar. Entsprechend haben JESSEN & KLINKICHT (1990) in der F_2-Generation eine verringerte Produktion von Männchen beobachtet, zahlreiche Hybrid-Weibchen erzeugten keine Männchen. In dem oben beschriebenen Beispiel 1 entstand nur einmal ein Hybridmännchen (Versuch 1.2).

Männliche und weibliche Geschlechtstiere von *E. ravouxi* und *E. gordiagini* verlassen im Normalfall die Mutter-

nester zur Kopula. Das Schwarmverhalten wurde allerdings von beiden Arten bisher weder im Freiland noch im Labor genau beobachtet, nur in nachgelassenen Aufzeichnungen von W. Faber fanden sich Hinweise auf gelegentliche „starke Flugaktivitäten" von *E. gordiagini* in seinen Versuchsbehältern, wobei er einige entflügelte Weibchen für Koloniegründungsversuche gewinnen konnte (BUSCHINGER et al. 1983). In den Beispielen 4 und 5 waren Männchenpuppen der nestkopulierenden Arten *E. adlerzi* bzw. *E. kraussei* zugesetzt worden. Entsprechend deren „Normalverhalten" versuchten die jungen Männchen alsbald mit den geflügelten Weibchen innerhalb der Nester zu kopulieren, mit teilweisem Erfolg. Die Nestkopula auch bei den inzüchtenden Arten könnte also im Wesentlichen auf die Aktivität der Männchen zurück gehen. Allerdings beobachtet man auch praktisch nie, dass Weibchen der nestkopulierenden Arten ihre Nester verlassen, selbst wenn darin keine Männchen vorhanden sind. Es ist hier auch darauf zu verweisen, dass zumindest in einem Versuch (1.4) Männchen der vermutlich schwärmenden *E.* prope *stumperi* die mehrfach hybriden Weibchen im Nest begattet haben.

Die sehr enge Verwandtschaft der nestkopulierenden Arten untereinander, wie sie auch durch die hier beschriebenen Hybridisierungsergebnisse belegt wird, fordert die Frage heraus, ob der Artstatus für *E. adlerzi*, *E. algeriana*, *E. bernardi*, *E. birgitae*, *E. corsica* und *E. kraussei* überhaupt gerechtfertigt sei, oder ob sie vielleicht besser als Subspezies einer einzigen polytypischen Art aufgefasst werden sollten. Es wird vorgeschlagen, den Artstatus für jede von ihnen aufrecht zu erhalten. Alle diese Arten sind morphologisch sowie durch ihre Wirtsspezifität gut charakterisiert, die intranidale Kopula und die sehr geringe Produktion von Männchen (BUSCHINGER & WINTER 1985, BUSCHINGER et al. 1986, DOUWES et al. 1988) verhindern einen nennenswerten Genfluss zwischen den Arten. Weiterhin gibt es im Tierreich vermutlich zahlreiche Beispiele für Gruppen ähnlich eng verwandter und dennoch anerkannter Arten. Im Falle von *Epimyrma* ist es gelungen, die geringe genetische Differenzierung einer Gruppe von Arten durch Kreuzungsversuche aufzuzeigen. Dies ist aber den besonderen Umständen ihrer Paarungsbiologie zu verdanken, die erfolgreiches Experimentieren ermöglichte.

Beobachtungen zur Ausbeutung der Wirtsarten durch die Parasiten

Sozialparasitische Ameisenarten sollten darauf hin selektioniert sein, dass sie ihre Wirtsart möglichst optimal nutzen. So ist es etwa nicht „im Sinne" der Parasitenweibchen, dass Wirtsarbeiterinnen fertil werden und eigene Söhne aufziehen anstelle von *Epimyrma*-Brut. Unter diesem Gesichtspunkt sind wohl drei auffällige Verhaltensweisen von *Epimyrma* zu interpretieren: Die langsame Elimination der Wirtsvolk-Königinnen durch „Würgen", das Stechen von Wirtsarbeiterinnen durch *Epimyrma*-Königinnen während der Koloniegründung, und die Zerstörung von Wirtsart-Männchenpuppen im parasitierten Nest. In Laborhaltung, mit zum Teil nicht natürlichen Wirtsarten und mit passiver Koloniegründung sind diese Verhaltensweisen zum Teil abgewandelt oder auf die „falschen" Objekte bezogen. Dennoch sind die oben beschriebenen Beobachtungen aufschlussreich, z. B. im Hinblick auf die Fähigkeit von *Epimyrma*-Weibchen und Arbeiterinnen, Wirtsart- und *Epimyrma*-Puppen zu unterscheiden. Ebenfalls im Sinne einer optimalen Ausnutzung der Wirtsart zu interpretieren ist wohl eine bereits von GÖßWALD (1930) beschriebene Beobachtung, nach der in Nestern von *E. ravouxi* (= *E. goesswaldi* MENOZZI, 1931) häufig Interkasten oder übergroße Arbeiterinnen der Wirtsarten vorkommen: Es scheint, dass die *Epimyrma* in der Lage sind, Larven der Wirtsarten, die sich bereits in Entwicklung zu Jungköniginnen befinden, „zurückzudeterminieren", so dass doch noch für die Parasiten nützliche Arbeitstiere daraus entstehen.

Das „Würgeverhalten" begatteter Jungweibchen von *Epimyrma-Arten* wurde vielfach beschrieben (vgl. BUSCHINGER 1989a). Jungköniginnen aller darauf untersuchten *Epimyrma*-Arten würgen nach dem Eindringen in ein Wirtsnest dessen Königin(nen) von der Dorsal- oder Ventralseite her mittels ihrer Mandibeln am „Hals". In der Regel hat dies zur Folge, dass die Wirtskönigin nach einigen Minuten mehr oder weniger bewegungslos wird, auf den Rücken fällt, jedoch nicht direkt stirbt. Das Würgen kann mehrere Stunden anhalten, es kann bei Bedarf, wenn die Wirtskönigin sich erholt, erneut aufgenommen werden, und die Wirtskönigin kann über mehrere Wochen, ja über den ganzen Winter hinweg (*E. ravouxi*: WINTER & BUSCHINGER 1983) in diesem Zustand gehalten werden, bis sie stirbt und aus dem Nest getragen wird. Sowohl die genauen Vorgänge bei diesem „Würgen" (werden Tracheenstämme oder Konnektive des Bauchmarks abgeklemmt?) als auch seine tatsächliche Bedeutung sind bisher unbekannt. Die Bedeutung des Verhaltens könnte darin liegen, dass die Wirtskönigin als Pheromonquelle so lange erhalten bleibt, bis die erst allmählich fertil werdende Parasiten-Königin auf pheromonale Weise die Fertilität der Wirts-Arbeiterinnen kontrollieren kann.

Bei der „passiven Koloniegründung" hat die *Epimyrma*-Königin keine Gelegenheit, eine Wirtskönigin zu würgen. Wiederholt konnte jedoch beobachtet werden, dass bereits im Mutternest die jungen begatteten *Epimyrma*-Weibchen verschiedener Arten einzelne Wirtsarbeiterin-

nen kurzzeitig würgen. Gelegentlich packen sie auch eine ihrer Schwestern am Hals, jedoch in der Regel ohne dass dies fatale Konsequenzen hätte.

Das Stechen einiger Wirtsarbeiterinnen durch *Epimyrma*-Jungköniginnen ist auch bei der natürlichen Koloniegründung zu beobachten. Die Arbeiterinnen sind danach zumindest für einige Stunden gelähmt, manche sterben, andere können sich wieder erholen (BUSCHINGER et al. 1983, DOUWES et al. 1988, JESSEN & KLINKICHT 1990, WINTER & BUSCHINGER 1983). Es scheint sich bei diesem Verhalten nicht um eine Verteidigung der *Epimyrma* gegen eventuell aggressive Wirtstiere zu handeln, das Verhalten der Wirtsarbeiterinnen ist ganz im Gegenteil meist ziemlich neutral. In den oben beschriebenen Experimenten trat das Stechen von Wirtsarbeiterinnen immer wieder auch dann auf, wenn die *Epimyrma*-Weibchen mit einer anderen als ihrer normalen Wirtsart zusammen gehalten wurden. Möglicherweise ist das Stechen gegen solche Arbeiterinnen gerichtet, die beginnen, fertil zu werden. Interessant ist jedenfalls, dass die *Epimyrma*-Königin ihren funktionstüchtigen Stachelapparat nur zur Beseitigung „unerwünschter" Wirtsarbeiterinnen benutzt, für die Elimination der Wirtskönigin dagegen das viel länger dauernde „Würgen" einsetzt.

Zerstörung von Männchen-Puppen der Wirtsart durch *Epimyrma*-Königinnen: Immer wieder in den Experimenten mit *Epimyrma* kommt es vor, dass die Aufzucht von Wirtsart-Männchen aus Eiern von Arbeiterinnen nicht ganz unterbleibt. In den oben beschriebenen Versuchen, in denen die *Epimyrma*-Weibchen dank „passiver Koloniegründung" keine Gelegenheit hatten, eine Wirtskönigin auf ihre artgemäße Weise langsam zu beseitigen, wurden regelmäßig mehr oder weniger zahlreiche Wirtsart-Larven aufgezogen. Bis zu deren Verpuppung scheinen sie für die *Epimyrma*-Königin nicht identifizierbar zu sein. Als Puppen allerdings werden sie dann im noch weißen, frühen Zustand fast immer (Ausnahme: *E. gordiagini*, Versuch 5.1) von den *Epimyrma*-Königinnen beschädigt und zerbissen (von *Epimyrma*-Männchenpuppen sind sie für den Beobachter daran zu unterscheiden, dass diese nur 12 Fühlerglieder haben, während die Fühler der hier verwendeten Wirtsarten der Untergattung *Myrafant* 13-gliedrig sind). Die solcherart beschädigten Puppen werden von den Wirtsarbeiterinnen (möglicherweise ihren Müttern!) weiter zerlegt und an die heranwachsenden *Epimyrma*-Larven verfüttert.
Besonders fällt dabei auf, dass in Versuchen, in denen fremde *Epimyrma*-Männchenpuppen in weiselrichtige *Epimyrma*-Völker eingesetzt wurden, die *Epimyrma*-Königinnen niemals diese Puppen beschädigten, dass sie aber sehr wohl Männchenpuppen von nicht natürlichen Wirtsarten identifizieren und zerbeißen konnten. Hingegen hatten bereits JESSEN & KLINKICHT (1990) beobachtet, dass in manchen Kombinationen die Wirtsarbeiterinnen die neu geschlüpften fremden *Epimyrma*-Männchen bzw. -Weibchen zerstörten (z.B. *E. corsica*-Männchen und *E. kraussei*-Weibchen bei *L.* (*Temnothorax*) *recedens*). Auch in den hier beschriebenen Versuchen wurden gelegentlich zugesetzte *Epimyrma*-Männchenpuppen von Wirtsarbeiterinnen nicht akzeptiert. Die Zahl der Versuche ist allerdings zu klein, um sinnvolle Aussagen machen zu können.
In einigen Versuchen konnte beobachtet werden, dass nach dem Tod einer *Epimyrma*-Königin *Epimyrma*-Arbeiterinnen fertil wurden. Auch solche Arbeiterinnen beschädigten im Nest entstehende Wirtsart-Männchen, vielleicht um so zu erreichen, dass ihre eigene (männliche) Brut besser versorgt wurde. Weisellose Völker von *E. ravouxi* produzieren jedenfalls sehr zahlreich *Epimyrma*-Männchen (WINTER & BUSCHINGER 1983).

Danksagung

Herrn Andreas Schulz danke ich für die Überlassung eines Volkes von *Epimyrma birgitae* und zweier von *E.* prope *stumperi*. Sehr viel Tiermaterial wurde auf von der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen anderer Projekte finanzierten Reisen beschafft. Per Douwes und mehrere Kandidaten meiner Arbeitsgruppe haben beim Sammeln der Versuchstiere mitgewirkt.

Literatur

BOLTON, B. 1994: Identification Guide to the Ant Genera of the World. – Harvard University Press, 222 pp.

BUSCHINGER, A. 1972: Kreuzung zweier sozialparasitischer Ameisenarten, *Doronomyrmex pacis* Kutter und *Leptothorax kutteri* Buschinger (Hym., Formicidae). – Zoologischer Anzeiger 189: 169-179.

BUSCHINGER, A. 1973: The role of daily temperature rhythms in brood development of ants of the tribe Leptothoracini (Hymenoptera; Formicidae). In: Effects of Temperature on Ectothermic Organisms (ed. W. Wieser), 229-232. – Springer: Berlin-Heidelberg-New York.

BUSCHINGER, A. 1974: Experimente und Beobachtungen zur Gründung und Entwicklung neuer Sozietäten der sklavenhaltenden Ameise *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.). – Insectes sociaux 21: 381-406.

BUSCHINGER, A. 1989a: Evolution, speciation, and inbreeding in the parasitic ant genus *Epimyrma* (Hymenoptera: Formicidae). – Journal of Evolutionary Biology 2: 265-283.

BUSCHINGER, A. 1989b: Workerless *Epimyrma kraussei* Emery 1915, the first parasitic ant of Crete. – Psyche 96: 69-74.

BUSCHINGER, A. 1994: Rearing of parasitic ants with non-natural host species. – Les Insectes Sociaux, Paris Sorbonne 1994: Arnold, G. & Lepage, M. (eds.), Abstract vol. p. 192.

BUSCHINGER, A. 1995: Life history of the parasitic ant, *Epimyrma bernardi* Espadaler, 1982. – Spixiana 18: 75-81.

BUSCHINGER, A. 1997: Socially parasitic formicoxenine ants from Western Europe - a review (Hymenoptera, Formicidae). – Proceedings of the International Colloquia on Social Insects, V. E. Kipyatkov (ed.), Russian Language Section of the IUSSI, Socium, St. Petersburg, vol. 3-4: 1-9.

BUSCHINGER, A. & DOUWES, P. 1993: Socially parasitic ants of Greece. – Biologia Gallo-helenica 20: 183-189.

BUSCHINGER, A., FISCHER, K., GUTHY, H.-P., JESSEN, K. & WINTER, U. 1986: Biosystematic revision of *Epimyrma kraussei*, *E. vandeli*, and *E. foreli* (Hymenoptera: Formicidae). – Psyche 93: 253-267.

BUSCHINGER, A., JESSEN, K. & CAGNIANT, H. 1990: The life history of Epimyrma algeriana, a slave-making ant with facultative polygyny (Hymenoptera, Formicidae). – Zoologische Beiträge Neue Folge 33: 23-49.

BUSCHINGER, A. & WINTER, U. 1983: Population studies of the dulotic ant, *Epimyrma ravouxi*, and the degenerate slavemaker, *E. kraussei* (Hymenoptera: Formicidae). – Entomologia Generalis 8: 251-266.

BUSCHINGER, A. & WINTER, U. 1985: Life history and male morphology of the workerless parasitic ant *Epimyrma corsica* (Hymenoptera: Formicidae). – Entomologia Generalis 10: 65-75.

BUSCHINGER, A., WINTER, U. & FABER, W. 1983: The biology of *Myrmoxenus gordiagini* Ruzsky, a slave-making ant (Hymenoptera, Formicidae). – Psyche 90: 335-342.

COOK, J. M. & CROZIER, R. H. 1995: Sex determination and population biology in the Hymenoptera. – Trends in Ecology and Evolution 10: 281-286.

DOUWES, P., JESSEN, K. & BUSCHINGER, A. 1988: *Epimyrma adlerzi* sp. n. (Hymenoptera: Formicidae) from Greece: morphology and life history. – Entomologica scandinavica 19: 239-249.

GÖßWALD, K. 1930: Die Biologie einer neuen *Epimyrma*art aus dem mittleren Maingebiet. – Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 136: 464-484.

GÜSTEN, R. & BUSCHINGER, A. 1997: Reproduktive Barrieren zwischen drei nächstverwandten sozialparasitischen Ameisenarten (*Doronomyrmex* sp.; Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). – Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie 11: 163-166.

JESSEN, K. & KLINKICHT, M. 1990: Hybridization in the social parasitic ant genus *Epimyrma* (Hymenoptera, Formicidae). – Insectes sociaux 37: 273-293.

PLATEAUX, L. 1976: Hybridation expérimentale de deux espèces de fourmis *Leptothorax*. – Archives de Zoologie Expérimentale & Générale 117: 225-271.

PLATEAUX, L. 1981: Déséquilibre des sociétés hybrides de fourmis *Leptothorax*. – Toulouse, Bulletin Intérieur 1981 de la Section Française de l'UIEIS: 108-110.

SCHULZ, A. 1994: *Epimyrma birgitae* nova species, eine sozialparasitische Ameisenart (Hym.: Formicidae) auf Teneriffa (Kanarische Inseln, Spanien). – Beiträge zur Entomologie 44: 431-440.

SEIFERT, B. 1999: Interspecific hybridisations in natural populations of ants by example of a regional fauna (Hymenoptera, Formicidae). – Insectes sociaux 46: 45-52.

WINTER, U. & BUSCHINGER, A. 1983: The reproductive biology of a slavemaker ant, *Epimyrma ravouxi*, and a degenerate slavemaker, *E. kraussei* (Hymenoptera: Formicidae). – Entomologia Generalis 9: 1-5.

Anschrift des Verfassers:
Prof. Dr. Alfred Buschinger, TU Darmstadt, Institut für Zoologie, Schnittspahnstr. 3, D-64287 Darmstadt